

## 渐近优先性及其机制\*

徐歆雯<sup>1, 2)</sup> 张晓雯<sup>1, 2)</sup> 田波<sup>1, 2)</sup> 李才文<sup>1, 2)</sup> 李开云<sup>1, 2)</sup> 禚宇明<sup>1)\*\*</sup>

(<sup>1)</sup>中国科学院心理研究所, 脑与认知科学国家重点实验室, 北京 100101; <sup>2)</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要** 对渐近信号的优先加工被称为渐近优先性, 该效应普遍存在于人类和动物的视觉、听觉和跨感觉通道中。人类神经影像学研究发现负责加工渐近信号的脑区涉及一个大规模相互协作和沟通的分布式神经网络, 包括颞上沟、颞顶叶连接处以及一些运动区。对多种动物的细胞水平研究也发现了对渐近信号选择性敏感的神经元和神经通路。威胁论、注意捕获理论和自动加工理论从不同角度解释了渐近优先性产生的原因。未来研究可进一步考察刺激的社会、情绪等属性对渐近优先性的影响, 探索多通道渐近渐远信息的整合和注意分配机制。

**关键词** 渐近优先性, 渐近, 渐远, 跨感觉通道, 颞上沟  
**学科分类号** B84

**DOI:** 10.16476/j.pibb.2016.0105

觉察环境的变化, 对于生物的生存至关重要。环境中的两类信号对生物体具有特殊意义, 即渐近(looming)和渐远(receding)信号。这两类信号预示着物体的靠近和远离, 渐近信号提示可能到来的威胁、碰撞或靠近的猎物, 而渐远信号则是成功逃脱或是捕猎失败的信号。尤其是对于靠近的物体(如天敌、竞争者等), 生物体必须快速地注意到并及时做出反应, 才能得以生存<sup>[1-2]</sup>。即使是现在的人类, 一般不再需要面对自然环境的威胁, 但也要面对社会环境中的威胁(如急速行驶的车辆), 仍然需要个体对此做出快速反应<sup>[3]</sup>。因此, 从进化的角度来看, 渐近信号相比于渐远信号具有更为重要的生存意义<sup>[4]</sup>。

渐近优先性(looming priority), 是指生物对于渐近刺激具有知觉和行为上的优先性, 主要表现为生物对渐近刺激具有更强的知觉敏感性或认知偏好。在各个感觉通道以及多通道整合条件下, 成人、婴儿以及猕猴等都表现出对渐近刺激的优先加工。本文首先系统梳理视觉、听觉单通道和跨感觉通道下的渐近优先性的研究, 之后介绍渐近优先性

的神经机制及其有关理论解释, 最后总结目前研究的不足, 并指出未来研究方向。

### 1 渐近优先性

由于靠近和远离的物体在视网膜上成像的大小会发生变化, 因此在实验室的视觉研究中, 通常用物体尺寸大小的变化来模拟渐近和渐远的视觉刺激, 一般是将快速扩张的圆盘作为渐近刺激, 而将快速收缩的圆盘作为渐远刺激(图 1)。而在实验室的听觉研究中, 通常将响度逐渐增加的声音刺激作为渐近运动, 而将响度逐渐降低的声音刺激作为渐远运动(图 1)。许多视觉、听觉以及跨通道的研究均发现, 生物对于渐近刺激具有更强的知觉敏感性或认知偏好。

\* 国家自然科学基金资助项目(61375009, 31371031)。

\*\* 通讯联系人。

Tel: 010-64846950, E-mail: xuanyim@psych.ac.cn

收稿日期: 2016-03-30, 接受日期: 2016-04-05

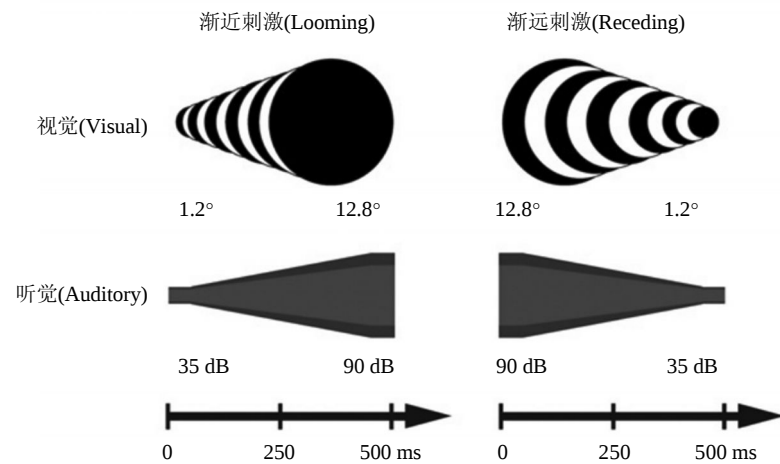


Fig. 1 Schematic illustration of visual and auditory looming/receding stimuli used in laboratory experiments<sup>[5]</sup>

图 1 视听觉渐远渐近刺激示意图<sup>[5]</sup>

1.1 视觉通路中的渐近优先性

在视觉通路中，Takeuchi<sup>[6]</sup>使用视觉搜索范式，要求被试在若干个干扰项中呈搜索目标项。实验发现，对于二维变化的刺激，被试在收缩刺激中搜索扩张刺激的反应时与干扰项数目无关，符合平行搜索的模式，而在扩张刺激中搜索收缩刺激的反应时随着总项目数的增加而增加，符合序列搜索的模式。对于一维变化的刺激，被试的绩效整体符合序列搜索的模式，但在收缩刺激中搜索扩张刺激时，其反应时随项目数增加的斜率很小。Cole 等<sup>[7]</sup>采用变化检测任务，在注视点周围呈现若干个大小不同的方块，其中一个方块收缩或者扩张，要求被试判断变化方块相对于注视点的左右位置。结果发现相比于收缩的方块，人们更容易探测到扩张方块的变化。上述结果都表明视觉系统对渐近物体(扩张的物体)更加敏感。

1.2 听觉通路中的渐近优先性

同视觉渐近刺激相似，生物对听觉渐近刺激也具有更强的认知偏好和敏感性。例如，研究发现恒河猴更偏好听觉渐近信号，主要表现为更长时间的头部转向<sup>[8]</sup>。人类也表现出对听觉渐近刺激有更高的敏感性。如 Glatz 等<sup>[9]</sup>在目标声音刺激前先呈现音量不变、降低或升高的警告线索，脑电记录发现，相比于其他两种警告线索，音量升高的声音线索引起的脑电活动提早了 200 ms。

值得注意的是，只有当声音刺激具有某种频谱结构时，才会出现对渐近刺激的知觉偏差，强度变

化的白噪音并不能引起对于声音逼近或是远离的运动知觉，也无法产生任何知觉偏差<sup>[10-11]</sup>。恒河猴对渐近刺激的偏好只在声音刺激是纯音时出现，在白噪声刺激时不会出现<sup>[8, 12]</sup>。Bach 等<sup>[13]</sup>利用脑磁图(magnetoencephalogram, MEG)发现颞叶(temporal lobe)区域脑磁强度随渐近渐远声音刺激发生变化，而音量同样变化的白噪声并不能引起颞叶的变化。一些研究者认为可能是复杂的音调刺激具有与强度相关的有序频谱，包含着关于声源的位置和本质等信息，而噪音则缺乏这类有效的信息<sup>[14]</sup>。在自然环境中，相比宽频的噪音，具有音调的声音才是提示重要个体发出声源的可靠标志<sup>[15]</sup>。

1.3 视听觉通道信息整合中的渐近优先性

在视觉和听觉的渐近渐远信息整合的研究中，同样发现了对渐近刺激的偏好。Maier 等<sup>[10]</sup>采用优先注视法考察恒河猴对于视听渐近渐远刺激的注意偏好，两个屏幕分别同时呈现扩张的圆盘(渐近刺激)和收缩的圆盘(渐远刺激)，与此同时，猕猴听到与视觉刺激同步的声音。当听觉为渐近刺激时，猕猴注视一致的视觉渐近刺激的时间显著长于渐远刺激；但是在渐远声音刺激条件下，未发现任何注视时间的差异。婴儿也有类似的表现<sup>[16]</sup>。

此外，听觉通道的渐近信号会影响当前的视觉加工，一般表现为渐近声音线索会增强视觉敏感性。当声音线索与视觉刺激呈现在同侧时，听觉渐近线索可以加强声音同侧视野的视觉敏感性<sup>[17]</sup>。无论在声音刺激出现后的早期<sup>[18]</sup>还是晚期<sup>[19]</sup>，相比于

渐远和静止的声音刺激,听觉渐近刺激增强了初级视皮层(primary visual cortex)的兴奋性.而伴随渐近声音线索的静止视觉刺激会被感知为面积更大或更加明亮<sup>[20]</sup>.在向两侧枕叶(bilateral occipital lobe)损伤的病人呈现听觉的渐近刺激,要求被试完成朝向分辨任务和探测任务时,结果发现不仅视觉完好的区域的视觉朝向和探测的敏感性显著增强,而且视觉受损视野的视觉探测能力也得到显著增强<sup>[21]</sup>.

跨通道刺激的整合使得个体可以对刺激做出更快速的反应和更准确的判断.如前所述,人类和动物都对同步的视听渐近信号投入更多的注意和生理资源,跨通道的渐近刺激具有注意和感知的优势<sup>[22]</sup>.Cappe等<sup>[23]</sup>发现在一致的视听信息条件下被试表现出更强的渐近优先性.他们使用 go/no-go 范式设计了一系列实验,发现在跨通道一致的渐近条件下,相比于其他所有的单通道或跨通道条件,被试判断是否有运动的反应时显著加快;并且,一致的视听渐近信号条件下,被试反应更快,对刺激的运动程度评分更高.

#### 1.4 视觉渐近刺激促进触觉加工

在视觉与触觉的跨通道研究中也发现了渐近优先性.研究者使用 3D 圆锥作为渐近视觉刺激,喷出的空气作为触觉刺激,检测不同条件下被试对于空气流动的触觉阈值.实验发现,渐近的视觉刺激增强了面部触觉的敏感性<sup>[24]</sup>.Jia等<sup>[25]</sup>给被试呈现靠近、远离、水平运动、静止的小球,要求被试判断手上触摸感觉的主观时间,发现相对于其他情况,观察靠近的小球时,被试高估触觉刺激持续的时间.还有研究也表明,其他类型的渐近视觉刺激(指示方向的手部动作<sup>[26]</sup>)也会加快触觉的加工.

## 2 渐近优先性的发展特性

渐近优先性可能是先天的.如研究发现,无论物体是否会与自己发生碰撞,4~5个月的婴儿看到视线内的接近物体时,眨眼反应次数更多.即使感知觉未受到后天经验影响的婴儿也有如此反应,这似乎提示对于渐近刺激的敏感性可能是天生的、难以改变的<sup>[27]</sup>.

但渐近优先性也可能是在婴幼儿早期发展出来,并且随着活动经验的增加而不断完善.有研究表明,10~11个月的婴儿才完全发育出用于加工即将到来的碰撞刺激的神经网络,而随着婴儿长大和活动增多,发育更成熟的婴儿大脑可以保存不同时间结构的渐近刺激,这有助于处理和渐近危险相

关的信号<sup>[28]</sup>.

随着大脑的发育和个体运动的增加,年龄较大的儿童对不同加速度的渐近运动有更好的加工.这可能表明年龄会影响对渐近信号的注意优先性,但仍需要进一步的纵向研究<sup>[3]</sup>.研究者通过纵向跟踪的方式研究了5~6和11~12个月的婴儿对于扩张的视觉图案的 EEG 发展性变化,发现相比于11~12个月的婴儿,5~6个月的婴儿的视觉诱发电位(visual evoked potential, VEP)持续时间更长,且其峰值出现的时程更早,此外,5~6月份的婴儿 VEP 最大激活出现在枕叶(occipital lobe)区域,而11~12个月的婴儿则出现在顶叶区域.该研究还对儿童使用的时间策略进行了分析,发现10名婴儿中,有4名从开始时使用的速度策略转变为使用碰撞时间策略(time-to-collision),这表明了婴儿对渐近刺激加工的发展性趋势:婴儿使用的策略逐渐更加有效,并且使用视觉通路中更加高级的区域进行加工<sup>[29]</sup>.另外,有数据显示,15岁以下的儿童在行人交通事故伤亡人数中所占的比例较大,达到30%<sup>[30]</sup>.研究表明,这很有可能是由于年龄较小的儿童(6~11岁)对于速度的感知功能尚未完全发育,难以探测出以较大速度接近的车辆<sup>[3]</sup>.

## 3 渐近优先性的脑机制

随着技术的发展,研究者们尝试采用脑电、功能性磁共振成像(fMRI)等手段来探究生物对渐近信号加工的脑机制.虽然由于渐近信号本身刺激属性的不同,相应激活的脑区也不同,但诸多研究发现渐近优先性涉及一个大规模相互协作和沟通的分布式神经网络.

### 3.1 视觉通道

研究发现,渐近刺激会使得皮质区域的 fMRI 信号增强<sup>[31-32]</sup>.还有研究发现,视觉皮层 V1/V2 区域可以不参与视觉渐近刺激的加工<sup>[21]</sup>.在一个双侧初级视皮层完全受损的病人意识不到视觉刺激的情况下,给被试呈现渐近、渐远、旋转和静止的光点.与其他条件相比,渐近刺激条件下,双侧中颞叶区域(bilateral middle temporal regions)、颞上沟(superior temporal sulcus, STS)、下顶叶(inferior parietal lobe)产生了激活.颞上沟、下顶叶一般被认为与多种感觉的运动加工有关,还与注意捕获和显著刺激的加工有关.受损的 V1 区域没有激活,表明渐近运动的加工不需要意识的参与,而是通过直接的皮层下投射到多感觉运动和显著刺激加工的

区域, 绕过了 V1 区域<sup>[33]</sup>.

3.2 听觉通道

对于听觉渐近运动刺激, 脑成像结果表明, 相比强度不变的静态声音, 渐近和渐远的声音更多地激活右侧颞平面(right temporal plane). 而渐近声音比渐远声音多激活了一个分布式的神经网络, 主要包括颞上沟、右侧颞顶连接处(right temporoparietal junction)、右侧运动和右侧前运动皮层以及左侧小脑等区域. 该神经网络主要负责空间认知、运动知觉以及注意<sup>[34]</sup>.

除此之外, Bach 等<sup>[14]</sup>的研究还发现听觉渐近刺激更强激活了杏仁核(amygdala)以及其他区域, 包括顶内沟(intraparietal sulcus)、颞上沟和颞平面(temporal plane). 其中杏仁核的激活, 可能是由于渐近刺激的显著性导致的. 但研究者也认为这可能是实验室人工模拟的声音刺激与自然刺激之间的差异所导致的激活.

3.3 视觉听觉通道信息整合

研究者采用 fMRI 技术考察了视觉、听觉以及视听渐近渐远刺激条件下被试的脑活动模式, 发现相比于渐远刺激, 同步的视听渐近刺激更大程度地激活了初级视觉区域(双侧距状回 bilateral calcarine gyrus, CG)、初级听觉区域(包括初级听皮层 TE1.1 亚分区, TE1.1)和多通道皮质, 包括颞上沟和顶额叶区域(parietal and frontal structures)(图 2 a, 研究结果原图). 被试特异的兴趣区域分析(subject-

specific regions of interest analysis)发现, 同步的视听渐近刺激与单一通道的渐近刺激相比, 在视觉和听觉通道的渐近敏感区域和颞上沟引起了超加性反应(superadditive response, 即多通道刺激对大脑的激活程度高于视觉与听觉刺激对大脑的激活程度之和); 并且在加工渐近刺激时, 颞上沟和初级视觉区域的连接程度增加. 上述结果表明, 在跨通道信息的处理中, 颞上沟和单通道敏感区域的联结增强, 提高了单个通道元素的敏感性<sup>[9]</sup>.

跨通道的整合需要不同脑区和独立感觉模块的大范围交互, 并且这种相互作用必须是快速和灵活的, 使得来自同一物体的跨通道信息能够被快速整合, 或是不匹配的信息被正确拒绝. 在猴子身上使用局部场电位的研究发现, 听觉和视觉的渐近信号通过听觉皮层和颞上沟的功能性联结被有效地整合起来, 这和先前对单通道渐近刺激的脑成像研究得出的结论一致. 这两个区域既涉及视听整合, 也是脑区中的负责协调行为反应的大型网络的重要组成部分. 另外, 相比于单通道刺激和渐远刺激, 在渐近刺激的条件两个脑区之间的伽马波同步性(gamma-band coherence)显著增加, 这表明新皮质使用快速灵活的皮质间交互来完成跨通道的整合<sup>[5,34]</sup>. 如图 2b 所示, 通过增加与单通道相关脑区的联系, STS 在同步的视听渐近信号的加工中起重要作用<sup>[34]</sup>. 其他研究普遍发现, 颞上沟在多通道整合以及行为协调方面起重要作用<sup>[35-37]</sup>.

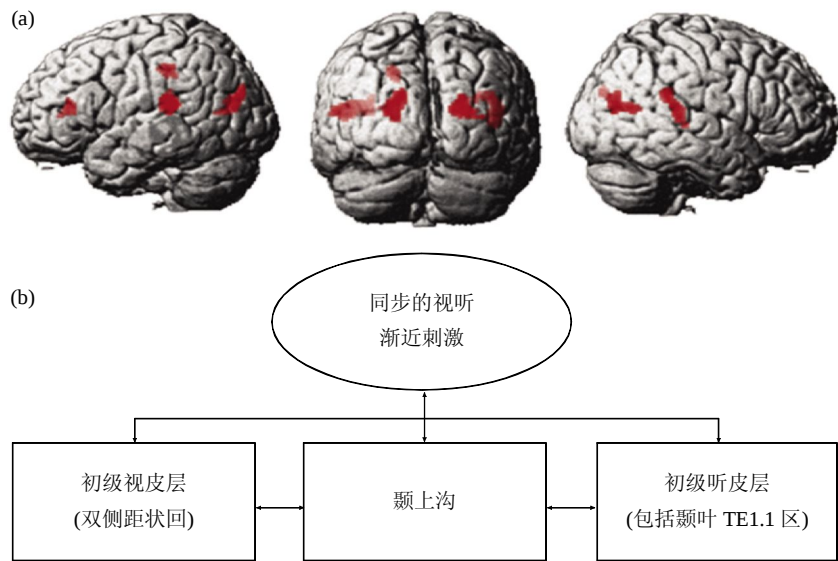


Fig. 2 Brain regions activated more extensively for audiovisual looming signals relative to audiovisual receding signals

图 2 加工视听渐近信号的相关脑区

(a) 同步的视听渐近信号与视听渐远信号相比, 使 BOLD 信号显著增强的区域<sup>[9]</sup>(红色). (b) 通过增加与单通道相关脑区的联系, STS 在同步的视听渐近信号的加工中起重要作用<sup>[5,34]</sup>.

综上所述,负责加工渐近信号的脑区并不是某个区域,而是一个大规模相互协作和沟通的分布式神经网络,包括颞上沟、颞顶叶连接处以及一些运动区。大部分研究均证实渐近信号的加工涉及跨通道的信息整合和分配,尤其是视听觉的整合。

## 4 渐近优先性的神经元基础

在细胞水平上,研究者利用单电极记录等方法,对更加微观的神经元和神经元抑制通路进行了研究,同样也发现了对渐近和渐远刺激反应的不对称性。

### 4.1 反应强度和敏感性的不对称性

Lu 等<sup>[38]</sup>发现,清醒的猴其听觉皮层的大部分神经元对渐近声音的反应显著强于渐远声音刺激,而神经元表现出来的选择性与特征频率和最小反应潜伏期均无关。Maier 等<sup>[39]</sup>使用单电极记录,在控制渐近和渐远两类声音刺激的绝对音强的同时,记录了细胞的局部场强和放电活动。结果发现,渐近刺激条件下的皮质激活水平更高,并且这种偏向并不能简单地用声音的强度增大或适应来解释,因为具有同样强度变化的白噪音无法诱发类似的反应模式。类似的,研究还发现,渐近刺激可以有效引起小鼠上丘(superior colliculus, SC)神经元的瞬时反应,该反应强度随着渐近刺激速度的增加而增加,并且麻醉和清醒动物均有类似表现<sup>[40]</sup>。

除了渐近信号反应强度具有不对称性外,有研究发现对渐近信号存在反应敏感性的不对称。如在爬行动物<sup>[41]</sup>、鸟类<sup>[42]</sup>、蝗虫<sup>[43-45]</sup>、猫<sup>[46]</sup>、斑马鱼<sup>[47]</sup>中,都发现了对渐近运动敏感的神经细胞,这说明渐近优先具有生物普遍性。并且这种具有生物普遍性的神经基础有助于各种生物的生存,也从侧面证明了渐近优先性的生物学意义。

此外, Münch 等<sup>[48]</sup>发现,抑制通路(inhibitory pathway)的快速加工在对渐近刺激选择性敏感的神经环路中起重要作用。该通路选择性地抑制神经元(包括全部通过电突触与双极细胞联结的无轴突细胞(amacrine cell))对非渐近刺激的反应。

### 4.2 渐近信号整合的神经元基础

同步的视听觉渐近刺激具有行为意义上的显著性,不过关于渐近信号整合的神经元基础的研究并不多。研究发现,不同通道整合的神经元活动强度强于单个通道神经元活动强度之和<sup>[49]</sup>。前文也提到过,同步出现的渐近信号相对于视听单通道的渐近信号或是同步出现的渐远信号,听觉皮层和颞上沟

中的伽马波同步性显著增加<sup>[50]</sup>,这表明视听觉的渐近信号增强了听觉皮层和颞上沟的联结。

综上所述,大量研究已经证实生物中的确存在加工渐近信号的特定细胞和神经环路,尤其是基于视觉和听觉通道的大量实验结果已经证实了这一点,但对跨通道渐近信号在神经元水平是如何加工和整合这一问题仍有待探讨。

## 5 对渐近优先性的理论解释

关于生物为什么会表现出渐近优先性,目前主要有三种解释。第一种解释认为,渐近信号是一种威胁信号;第二种解释则更宽泛,认为渐近信号具有注意显著性,会自动捕获注意,从而被优先加工;第三种解释认为,生物对渐近刺激进化出了特异性的加工模块,因此,对其有更快的加工速度和反应速度。下面介绍这三种观点及其相应的实验证据。

### 5.1 威胁论

威胁论解释认为,渐近信号是一种明显的警告标志,包含着来自未知物体的侵略性和攻击性信息。如同时间知觉中的保守估计、情绪加工中存在负性偏向等选择性偏差,可以增加生物自身的安全保障,更好地适应复杂的竞争环境。

渐近的视觉刺激会自动地诱发与恐惧相关的反应。早期的研究发现,一个快速扩张的圆(即模拟的渐近刺激)会引起成年或幼年猕猴闪避、退缩等回避反应,而动态收缩的圆(即模拟的渐远刺激)不会诱发这类恐惧反应<sup>[50]</sup>。同样,在人类婴儿被试的研究中也发现了相似的结果,2~11个月的婴儿对渐近刺激表现出完整的回避或防御反应<sup>[51]</sup>。类似的,渐近刺激也可以引发小鼠快速的防御行为<sup>[52]</sup>。

渐近的视觉刺激还会自动地诱发与威胁性相关的反应。当研究者向被试呈现渐近或者渐远的威胁性刺激和中性刺激,要求被试判断刺激是否有生命或其威胁程度时,发现同为威胁性刺激,被试对于渐近刺激的反应时长于渐远刺激,表现出僵化反应。类似于动物在面对威胁时可能出现的一种防御反应,避免引起敌人的注意,并且对于渐近刺激的威胁性评价高于渐远刺激。上述研究可以说明,个体对刺激威胁性的主观评价和对刺激的行为反应都会受到运动方向(渐近/渐远)的影响<sup>[53]</sup>。听觉研究中也发现了类似的结果。渐近声音刺激引起更强的皮肤电反应、更具威胁性的情绪评分和更快的反应速度<sup>[1]</sup>。此外,实验发现被试会高估渐近刺激的音

量<sup>[54-56]</sup>或者低估其与自身之间的距离<sup>[57-58]</sup>。这一效应还与个体躯体、精神状态有关: 体力小身体较弱的个体<sup>[59]</sup>、焦虑易感的个体<sup>[60]</sup>、工作记忆负荷较高的个体<sup>[61]</sup>低估渐近刺激距离的程度更大, 有可能是因为身体精神较弱的个体需要对威胁做出更好的准备, 所以需要有更大的渐近偏好。前文有关渐近优先性脑基础的讨论中我们也可以看到, Bach 等<sup>[11]</sup>发现渐近刺激会激活边缘系统(包括杏仁核)等与情绪相关的脑区, 这也给威胁论提供了证据。

## 5.2 注意捕获理论

一些研究者推测渐近优先性是由于渐近刺激具有注意的显著性, 可以自动捕获注意。如 Von Mühlenen 和 Lleras<sup>[62]</sup>采用探针探测范式(probe detection paradigm)考察了这种可能性。该范式中, 试次开始时屏幕上呈现随机运动的点, 左或右视野的点做渐近运动(点从中心处向外放射)或渐远运动(点向中心处汇聚), 另一半视野的点继续随机运动(图 3)。在左右视野的中心, 随机出现目标或不出现目标, 要求被试判断是否出现目标。实验结果发现, 被试对出现于渐近图形中心的目标的反应表现优于随机图形或渐远图形, 这表明渐近运动更吸引注意并在指向空间注意中具有重要作用。

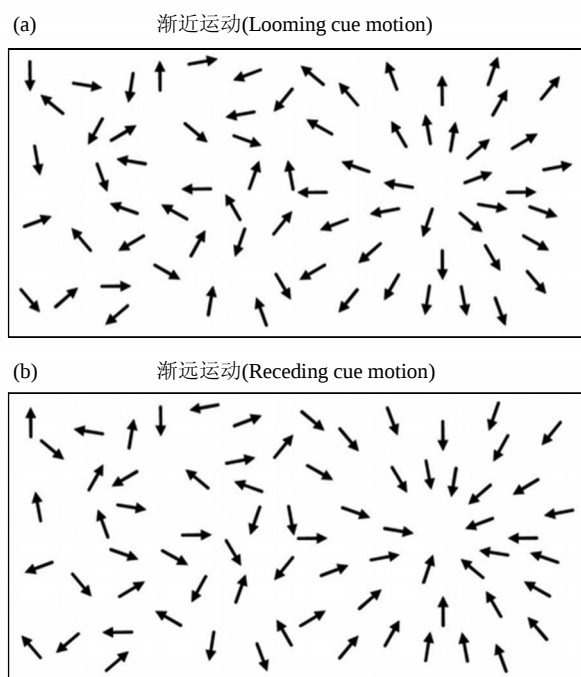


Fig. 3 Schematic example displays for looming and receding cue motion. Arrows represent the direction of moving dots<sup>[62]</sup>

图 3 渐远渐近运动示意图(箭头表示点的运动方向)<sup>[62]</sup>

Franconeri 和 Simons<sup>[63]</sup>采用无关搜索任务进一步验证了渐近刺激的自动捕获解释。在无关特征搜索任务中(the irrelevant feature search task), 目标和干扰字母以注视点为中心呈圆周排列, 被试任务是搜索一个红色字母, 并辨别其为 H 还是 U。在搜索帧呈现之前先呈现掩蔽(都是数字 8), 掩蔽刺激中有一个是动态的(扩张或收缩)。如果动态掩蔽的位置随后出现目标字母, 则为有效线索; 如果动态掩蔽的位置随后出现的是干扰字母, 则为无效线索。结果发现, 有效的渐近线索条件下目标的搜索效率更高(搜索斜率更低), 而有效的渐远线索并没有显著提高搜索效率。这表明, 渐近刺激可以自动捕获注意, 而渐远刺激却无法自动捕获注意。研究者提出了行为紧急假设(behavioral urgency hypothesis), 认为渐近刺激提示了紧急情况, 需要生物作出紧急行为反应, 因此渐近刺激可以自动地吸引注意。类似的, 被试辨别碰撞路径上的物体比掠过路径(near-miss path)上的物体更快, 这表明人类的视觉系统会优先处理需要做出紧急行为的事件<sup>[64]</sup>。

Lewis 等<sup>[65]</sup>使用视觉搜索任务重复了前人结果, 即目标做渐近运动时, 反应时较快; 同时, 他们还发现这种反应时的差异与有无注视点无关, 这表明这种捕获效应不需要注意向渐近目标的转移。总的来说, 他们的结果表明潜在的注意机制可能促进了渐近运动相关的捕获效应。

来自脑功能成像的研究也支持自动捕获假设。Bach 等<sup>[11]</sup>发现, 渐近刺激会引起包括颞上沟、下顶叶在内的脑区的激活, 而这两个区域恰恰与注意捕获和显著刺激的加工有关。如果同意威胁性信息必然吸引注意这个观点, 那么实际上捕获注意论是包含威胁论的一种更广泛的理论解释。

## 5.3 自动加工论

值得注意的是, 所有运动本身就可以吸引注意, 这意味着渐远物体也可以吸引注意。因此, 有研究者认为, 生物之所以对渐近刺激具有更快的反应速度和更强的反应敏感性或反应强度, 可能并不是由于有注意上的偏好, 而是由于有自动地对渐近信息进行处理加工的系统<sup>[66]</sup>。如有研究发现, 渐近刺激和渐远刺激吸引注意的程度相同, 这表明渐近优先性实际上可能是由自动的加工系统引起的, 而这可能进一步说明, 运动本身吸引了注意, 运动的方向则激活了自动的反应<sup>[67]</sup>。另有研究发现, 同时呈现一个渐近和一个渐远的光流时, 被试识别渐近

光流中心字母更快; 呈现 4 个光流, 其中一个方向相反时, 同样识别渐近光流中心字母更快, 但是渐远运动同样可以捕获注意. 这表明虽然加工渐近光流速度更快, 但不是出于注意力更加集中的缘故<sup>[68]</sup>.

前文提到的 Hervais 等<sup>[39]</sup>的研究可以作为自动加工论的证据. 他们发现对渐近信息的加工不需要意识的参与. 而在神经元基础一节中谈及的有关渐近刺激加工的专门细胞, 则是自动加工得以完成的生物学基础.

## 6 总结与展望

综上所述, 生物对靠近自身的渐近刺激的探测、注意捕获和情绪反应等, 都有别于静止刺激或渐远刺激. 这可能是由于渐近刺激在进化和行为适应中具有显著性, 提示可能到来的碰撞或威胁. 渐近刺激的加工基于一个大规模相互协作和沟通的分布式神经网络, 尤其是当渐近刺激涉及多通道的整合时, 听到渐近的声音刺激会自动地激活视觉通道, 整合两种通道的信息帮助判断和评估威胁刺激. 另外, 研究者们还发现了对渐近信号敏感的特异性神经元和神经环路. 对渐近优先的行为反应模式及其认知神经机制的探讨, 不仅可以帮助我们理解渐近优先性这个具有进化意义和生物普遍性现象的本质, 还可以加深我们对与此相关的其他更有普遍意义的功能诸如注意等机制的理解. 而对渐近优先的跨通道研究的梳理, 则有助于我们进一步理解生物各个感觉通道之间的相互联结和协同工作机制. 未来研究还可从以下四个方面开展:

首先, 以往渐近优先性的研究中所用的实验刺激简单, 大多采用强度增大的声音或是面积增大的圆环, 与现实生活中复杂的刺激存在较大的差异. 近期, 也有研究者在实验中采用诸如光点步行者等信息较丰富的刺激考察渐远渐近线索的影响. Schouten 等<sup>[69]</sup>发现, 在渐近声音条件下, 被试倾向于将光点步行者知觉为朝自己走来, 而在渐远声音条件下, 则倾向于认为步行者离自己而去. 在视觉搜索任务中, 被试对靠近的人形光点比远离的反应更快, 如果把人形光点倒置, 那么这种不对称性将消失, 这说明靠近的生物运动可以有效地吸引视觉空间注意, 并且这种注意吸引不是由于低水平的感觉特征引起的. 未来研究有必要进一步考察含有丰富社会信息的刺激(如生物运动信息、面孔信息等)靠近或远离时如何影响生物的判断与决策<sup>[70]</sup>.

其次, 目前大多渐近刺激的研究局限于简单的

注视时间或是反应时间等知觉层面的特点, 关于渐近优先性的注意机制或是与情绪、其他认知功能的交互作用的研究较少. 然而, 现实生活中, 渐近刺激本身可能还包含有特殊的情绪色彩或是生物学特征. 已有研究发现, 渐近刺激本身的情感特性也会影响人类的行为反应, 相比于不具有威胁性的渐近刺激(例如大小扩张的蝴蝶或兔子的图片), 被试倾向于低估威胁性刺激(例如大小扩张的蜘蛛或蛇的图片)的接近时间, 并且这种低估与被试对威胁性刺激的恐惧程度成正比<sup>[71-72]</sup>. 因此进一步区分这类刺激在渐近优先效应中的作用, 有助于整合感觉信息与情绪信息、生物运动信息.

第三, 多通道渐近刺激的整合机制值得进一步探究. 脑成像的研究结果表明, 负责对渐近刺激加工的是大规模的神经网络. 以往研究发现, 听觉的渐近刺激将影响视觉皮层的兴奋性和探测视觉刺激的敏感性<sup>[18-20]</sup>. 但是对于资源是如何在通道间分配的, 却存在不一致的研究结果. 视觉是人类信息加工的主要通道. 有关视听空间信息的研究表明, 听觉通道的信息往往受到视觉空间信息指引甚至误导<sup>[73]</sup>. 因此, 当生物知觉到渐近声音时, 有可能更多的资源被分配到视觉通道以此应对随后出现在视野中的威胁刺激. 但也有研究者认为, 在当前感觉通道的加工被优化时, 其他感觉通道甚至视觉通道的表现会被削弱. 例如 Bach 等<sup>[14]</sup>推测渐近听觉刺激的优先效应可能是因为渐近声音刺激类似于警告线索(warning cue), 自动地诱发个体的反应. 在他们的 go/no-go 范式实验中, 以强度渐强、减弱或不变的音调为启动线索, 对随后的特定声音或是视觉目标做出按键的 go 反应. 结果显示, 相比于以渐远刺激为线索, 以渐近刺激为线索时, 对声音目标的探测显著加快. 但是对于视觉目标, 却表现出了相反的趋势, 即渐近声音条件下对视觉目标探测的时间显著长于渐远条件. 这似乎表明, 听觉通道的渐近线索使得较多的注意和生理资源投入到该特异模块中, 渐近声音刺激蕴含着强烈的警告信息, 可以提示其他感觉系统(如视觉)关注可能出现的威胁刺激或是立即做出恰当的回避反应. 眼动的研究也发现, 只有相关的听觉刺激可以促进被试对视觉刺激的眼动, 而不相关的听觉刺激削弱眼动<sup>[74]</sup>. 单一通道的渐近渐远刺激如何影响其他通道的信息加工, 以及多通道渐近渐远信息的整合和注意分配等议题值得我们做进一步的深入研究.

最后, 有关渐近优先性的三种理论解释并不完

全互斥,但又不是完全一样.比如,从进化意义上说,威胁性信息必然是吸引注意的,但不一定有专门的加工模块;吸引注意的物体不一定是有威胁的,也不一定有专门的加工模块;有专门加工模块的物体也不必然是吸引注意或是有威胁的.未来研究有必要进一步清晰地阐明这三种理论解释的边界.

附件 表 S1(文中出现的脑区中英文索引),见本文网络版附录, <http://www.pibb.ac.cn>

### 参 考 文 献

- [1] Bach D R, Neuhoff J G, Perrig W, *et al.* Looming sounds as warning signals: The function of motion cues. *International Journal of Psychophysiology*, 2009, **74**(1): 28–33
- [2] Grassi M. Sex difference in subjective duration of looming and receding sounds. *Perception*, 2010, **39**(10): 1424–1426
- [3] Wann J P, Poulter D R, Purcell C. Reduced sensitivity to visual looming inflates the risk posed by speeding vehicles when children try to cross the road. *Psychological Science*, 2011,
- [4] Guski R. Acoustic tau: An easy analogue to visual tau? *Ecological Psychology*, 1992, **4**(3): 189–197
- [5] Tyll S, Bonath B, Schoenfeld M A, *et al.* Neural basis of multisensory looming signals. *Neuroimage*, 2013, **65**(1): 13–22
- [6] Takeuchi T. Visual search of expansion and contraction. *Vision Research*, 1997, **37**(15): 2083–2090
- [7] Cole G G, Liversedge S P. Change blindness and the primacy of object appearance. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2006, **13**(4): 588–593
- [8] Ghazanfar A A, Neuhoff J G, Logothetis N K. Auditory looming perception in rhesus monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, **99**(24): 15755–15757
- [9] Glatz C, Bulthoff H H, Chuang L L. Looming auditory warnings initiate earlier event-related potentials in a manual steering task. *Cognitive Processing*, 2014, **15**(1): S38–S38
- [10] Maier J X, Neuhoff J G, Logothetis N K, *et al.* Multisensory integration of looming signals by rhesus monkeys. *Neuron*, 2004, **43**(2): 177–181
- [11] Bach D R, Schächinger H, Neuhoff J G, *et al.* Rising sound intensity: an intrinsic warning cue activating the amygdala. *Cerebral Cortex*, 2008, **18**(1): 145–150
- [12] Hall D A, Moore D R. Auditory neuroscience: The salience of looming sounds. *Current Biology*, 2003, **13**(3): R91–R93
- [13] Bach D R, Furl N, Barnes G, *et al.* Sustained magnetic responses in temporal cortex reflect instantaneous significance of approaching and receding sounds. *PloS One*, 2015, **10**(7): e0134060
- [14] Bregman A S, Levitan R, Liao C. Fusion of auditory components: Effects of the frequency of amplitude modulation. *Perception & Psychophysics*, 1990, **47**(1): 68–73
- [15] Neuhoff J G. An adaptive bias in the perception of looming auditory motion. *Ecological Psychology*, 2001, **13**(2): 87–110
- [16] Walker-Andrews A S, Lennon E M. Auditory-visual perception of changing distance by human infants. *Child Development*, 1985, **56**(3): 544–548
- [17] Leo F, Romei V, Freeman E, *et al.* Looming sounds enhance orientation sensitivity for visual stimuli on the same side as such sounds. *Experimental Brain Research*, 2011, **213**(2–3): 193–201
- [18] Romei V, Murray M M, Cappe C, *et al.* Preperceptual and stimulus-selective enhancement of low-level human visual cortex excitability by sounds. *Current Biology*, 2009, **19**(21): 1799–1805
- [19] Romei V, Murray M M, Cappe C, *et al.* The contributions of sensory dominance and attentional bias to cross-modal enhancement of visual cortex excitability. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 2013, **25**(7): 1122–1135
- [20] Sutherland C a M, Thut G, Romei V. Hearing brighter: Changing in-depth visual perception through looming sounds. *Cognition*, 2014, **132**(3): 312–323
- [21] Cecere R, Romei V, Bertini C, *et al.* Crossmodal enhancement of visual orientation discrimination by looming sounds requires functional activation of primary visual areas: A case study. *Neuropsychologia*, 2014, **56**(2): 350–358
- [22] Gordon M S, Rosenblum L D. Effects of intrastimulus modality change on audiovisual time-to-arrival judgments. *Perception & Psychophysics*, 2005, **67**(4): 580–594
- [23] Cappe C, Thut G, Romei V, *et al.* Selective integration of auditory-visual looming cues by humans. *Neuropsychologia*, 2009, **47**(4): 1045–1052
- [24] Clery J, Guipponi O, Odouard S, *et al.* Impact prediction by looming visual stimuli enhances tactile detection. *Journal of Neuroscience*, 2015, **35**(10): 4179–4189
- [25] Jia L, Shi Z, Zang X, *et al.* Watching a real moving object expands tactile duration: The role of task-irrelevant action context for subjective time. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2015, **77**(8): 2768–2780
- [26] Kandula M, Hofman D, Dijkerman H C. Visuo-tactile interactions are dependent on the predictive value of the visual stimulus. *Neuropsychologia*, 2015, **70**(1): 358–366
- [27] Schmuckler M A, Collimore L M, Dannemiller J L. Infants' reactions to object collision on hit and miss trajectories. *Infancy*, 2007, **12**(1): 105–118
- [28] Van Der Weel F R, Van Der Meer A L. Seeing it coming: infants' brain responses to looming danger. *Naturwissenschaften*, 2009, **96**(12): 1385–1391
- [29] Van Der Meer A L, Svantesson M, Van Der Weel F R. Longitudinal study of looming in infants with high-density EEG. *Developmental Neuroscience*, 2012, **34**(6): 488–501
- [30] Department for Transport. (2010). Pedestrian casualties in reported road accidents 2008: Road Accident Statistics Factsheet No. 3. Retrieved March 4, 2010, from <http://www.dft.gov.uk/pgr/statistics/datatablespublications/accidents/casualtiesgbar/supplettablesfactsheets/pedestrian2008.pdf>
- [31] Seifritz E, Neuhoff J G, Bilecen D, *et al.* Neural processing of auditory looming in the human brain. *Current Biology*, 2002,

- 12(24): 2147–2151
- [32] Wittmann M, Van Wassenhove V, Craig A D, *et al.* The neural substrates of subjective time dilation. *Frontiers in Human Neuroscience*, 2010, **4**: 2
- [33] Hervais-Adelman A, Legrand L B, Zhan M, *et al.* Looming sensitive cortical regions without V1 input: evidence from a patient with bilateral cortical blindness. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 2015, **9**
- [34] Maier J X, Chandrasekaran C, Ghazanfar A A. Integration of bimodal looming signals through neuronal coherence in the temporal lobe. *Current Biology*, 2008, **18**(13): 963–968
- [35] Desimone R, Gross C G. Visual areas in the temporal cortex of the macaque. *Journal of American History*, 1979, **178**(2): 525–552
- [36] Bruce C, Desimone R, Gross C G. Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 1981, **46**(2): 369–384
- [37] Hikosaka K, Iwai E, Saito H, *et al.* Polysensory properties of neurons in the anterior bank of the caudal superior temporal sulcus of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 1988, **60**(5): 1615–1637
- [38] Lu T, Liang L, Wang X. Neural representations of temporally asymmetric stimuli in the auditory cortex of awake primates. *Journal of Neurophysiology*, 2001, **85**(6): 2364–2380
- [39] Maier J X, Ghazanfar A A. Looming biases in monkey auditory cortex. *The Journal of Neuroscience*, 2007, **27**(15): 4093–4100
- [40] Zhao X, Liu M, Cang J. Visual cortex modulates the magnitude but not the selectivity of looming-evoked responses in the superior colliculus of awake mice. *Neuron*, 2014, **84**(1): 202–213
- [41] Ewert J-P. Single unit response of the toad's (*Bufo americanus*) caudal thalamus to visual objects. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, 1971, **74**(1): 81–102
- [42] Sun H, Frost B J. Computation of different optical variables of looming objects in pigeon nucleus rotundus neurons. *Nature Neuroscience*, 1998, **1**(4): 296–303
- [43] Simmons P J, Rind F C. Responses to object approach by a wide field visual neurone, the LGMD2 of the locust: characterization and image cues. *Journal of Comparative Physiology A*, 1997, **180**(3): 203–214
- [44] Hatsopoulos N, Gabbiani F, Laurent G. Elementary computation of object approach by a wide-field visual neuron. *Science-new York Then Washington-*, 1995: 1000–1000
- [45] Peron S P, Gabbiani F. Role of spike-frequency adaptation in shaping neuronal response to dynamic stimuli. *Biological Cybernetics*, 2009, **100**(6): 505–520
- [46] Wang C, Yao H. Sensitivity of V1 neurons to direction of spectral motion. *Cerebral Cortex*, 2011, **21**(4): 964–973
- [47] Temizer I, Donovan J C, Baier H, *et al.* A visual pathway for looming-evoked escape in larval zebrafish. *Current Biology*, 2015, **25**(14): 1823–1834
- [48] Münch T A, Da Silveira R A, Siegert S, *et al.* Approach sensitivity in the retina processed by a multifunctional neural circuit. *Nature Neuroscience*, 2009, **12**(10): 1308–1316
- [49] Stein B E, Meredith M A, Wallace M T. The visually responsive neuron and beyond: multisensory integration in cat and monkey. *Progress in Brain Research*, 1993, **95**(1): 79–79
- [50] Schiff W, Caviness J A, Gibson J J. Persistent fear responses in rhesus monkeys to the optical stimulus of "looming". *Science*, 1962, **136**(3520): 982–983
- [51] Ball W, Tronick E. Infant responses to impending collision: Optical and real. *Science*, 1971, **171**(3973): 818–820
- [52] Yilmaz M, Meister M. Rapid innate defensive responses of mice to looming visual stimuli. *Current Biology*, 2013, **23**(20): 2011–2015
- [53] Sagliano L, Cappuccio A, Trojan L, *et al.* Approaching threats elicit a freeze-like response in humans. *Neuroscience Letters*, 2014, **561**(1): 35–40
- [54] Neuhoff J G. Perceptual bias for rising tones. *Nature*, 1998, **395**(6698): 123–124
- [55] Stecker G C, Hafter E R. An effect of temporal asymmetry on loudness. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 2000, **107**(6): 3358–3368
- [56] Ponsot E, Susini P, Meunier S. A robust asymmetry in loudness between rising-and falling-intensity tones. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2015, **77**(3): 907–920
- [57] Schiff W, Oldak R. Accuracy of judging time to arrival: effects of modality, trajectory, and gender. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 1990, **16**(2): 303
- [58] Rosenblum L D, Carello C, Pastore R E. Relative effectiveness of three stimulus variables for locating a moving sound source. *Perception*, 1987, **16**(2): 175–186
- [59] Neuhoff J G, Long K L, Worthington R C. Strength and physical fitness predict the perception of looming sounds. *Evolution and Human Behavior*, 2012, **33**(4): 318–322
- [60] Riskind J H, Kleiman E M, Seifritz E, *et al.* Influence of anxiety, depression and looming cognitive style on auditory looming perception. *Journal of Anxiety Disorders*, 2014, **28**(1): 45–50
- [61] McGuire A B, Gillath O, Vitevitch M S. Effects of mental resource availability on looming task performance. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2016, **78**(1): 107–113
- [62] Von Mühlen A, Lleras A. No-onset looming motion guides spatial attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 2007, **33**(6): 1297–1310
- [63] Franconeri S L, Simons D J. Moving and looming stimuli capture attention. *Perception & psychophysics*, 2003, **65**(7): 999–1010
- [64] Lin J Y, Franconeri S, Enns J T. Objects on a collision path with the observer demand attention. *Psychological Science*, 2008, **19**(7): 686–692
- [65] Lewis J E, Neider M B. Fixation not required: Characterizing oculomotor attention capture for looming stimuli. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 2015, **77**(7): 2247–2259
- [66] Abrams R A, Christ S E. Motion onset captures attention. *Psychological Science*, 2003, **14**(5): 427–432
- [67] Skarratt P A, Gellatly A R H, Cole G G, *et al.* Looming motion primes the visuomotor system. *Journal of Experimental Psychology-Human Perception and Performance*, 2014, **40**(2):

- 566–579
- [68] Rossini J C. Looming motion and visual attention. *Psychology & Neuroscience*, 2014, **7**(3): 425
- [69] Schouten B, Troje N F, Vroomen J, *et al.* The effect of looming and receding sounds on the perceived in-depth orientation of depth-ambiguous biological motion figures. *PloS One*, 2011, **6**(2): e14725
- [70] Doi H, Shinohara K. Bodily movement of approach is detected faster than that of receding. *Psychonomic Bulletin & Review*, 2012, **19**(5): 858–863
- [71] Vagnoni E, Lourenco S F, Longo M R. Threat modulates perception of looming visual stimuli. *Current Biology*, 2012, **22** (19): R826–R827
- [72] Vagnoni E, Lourenco S F, Longo M R. Threat modulates neural responses to looming visual stimuli. *European Journal of Neuroscience*, 2015, **42**(5): 2190–2202
- [73] Witten I B, Knudsen E I. Why seeing is believing: merging auditory and visual worlds. *Neuron*, 2005, **48**(3): 489–496
- [74] Chen Y, Nguyen T V, Kankanalli M, *et al.* Audio matters in visual attention. *Circuits and Systems for Video Technology, IEEE Transactions on*, 2014, **24**(11): 1992–2003

## Looming Priority and Its Mechanism\*

XU Xin-Wen<sup>1,2)</sup>, ZHANG Xiao-Wen<sup>1,2)</sup>, TIAN Bo<sup>1,2)</sup>, LI Cai-Wen<sup>1,2)</sup>, LI Kai-Yun<sup>1,2)</sup>, XUAN Yu-Ming<sup>1)\*\*</sup>

<sup>(1)</sup> State Key Laboratory of Brain and Cognitive Science, Institute of Psychology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

<sup>2)</sup> University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract** The looming priority refers to organisms' prior processing of or greater sensitivity to looming signals. The looming priority has been commonly found in visual, auditory and cross modalities and different kinds of subjects including human and animals. Human neuroimaging studies suggest that neural substrate associated with the priority involves a massive distributed neural network coordinating and communicating to each other, including the superior temporal sulcus, right temporoparietal junction and some motor areas. The neurons and neural pathways selectively sensitive to looming signals have been found in many kinds of animals. The looming priority is explained from different perspectives, including threatening hypothesis, attentional capture hypothesis and automatic processing hypothesis. Future studies may focus on the role of social and emotional features of looming stimuli and the integration mechanism of multisensory looming stimuli.

**Key words** looming priority, looming, receding, multisensory, superior temporal sulcus

**DOI:** 10.16476/j.pibb.2016.0105

\* This work was supported by a grant from The National Natural Science Foundation of China(61375009, 31371031).

\*\*Corresponding author.

Tel: 86-10-64846950, E-mail: xuanym@psych.ac.cn

Received: March 30, 2016 Accepted: April 5, 2016

## 附 录

Table S1 Index of brain areas in this review

表 S1 文中出现的脑区中英文索引

| 中文              | 英文                                |
|-----------------|-----------------------------------|
| 颞叶              | Temporal lobe                     |
| 颞上沟             | Superior temporal sulcus          |
| 颞顶叶连接处          | Temporoparietal junction          |
| 颞平面             | Temporal plane                    |
| 右侧颞平面           | Right temporal plane              |
| 右侧颞顶连接处         | Right temporoparietal junction    |
| 双侧中颞叶区域         | Bilateral middle temporal regions |
| 枕叶              | Occipital lobe                    |
| 两侧枕叶            | Bilateral occipital lobe          |
| 下顶叶             | Inferior parietal lobe            |
| 顶内沟             | Intraparietal sulcus              |
| 顶额叶             | Parietal and frontal structures   |
| 边缘系统            | Limbic system                     |
| 杏仁核             | Amygdala                          |
| 初级视觉皮层          | Primary visual cortex             |
| 上丘              | Superior colliculus               |
| 双侧距状回           | Bilateral calcarine gyrus         |
| 初级听皮层 TE1.1 亚分区 | TE1.1                             |